

Aksi Gen Epistasis Duplikat pada Karakter Terkait Toleransi Naungan di Tanaman Tomat

Duplicate Epistasis Gene Action on Characters Related to Shade Tolerance in Tomato

Arya Widua Ritonga^{1,2*}, Muhamad Syukur^{1,2}, Muhammad Achmad Chozin^{1,2},
Awang Maharijaya^{1,2}, Sobir^{1,2}

¹Departemen Agronomi dan Hortikultura, Institut Pertanian Bogor (IPB University),
Jl. Meranti, Kampus IPB Darmaga, Bogor 16680, Indonesia

²Pusat Kajian Hortikultura Tropika, Lembaga Penelitian dan Pengabdian kepada Masyarakat, Institut
Pertanian Bogor, (IPB University), Kampus IPB Baranang Siang,

Jl. Raya Pajajaran Bogor Bogor 16141, Indonesia

*Penulis Korespondensi: aryaagh@apps.ipb.ac.id

Disetujui: / *Published Online* Mei 2024

ABSTRACT

Information about selection characters and their inheritance is essential for plant breeding programs. This study aimed to obtain selection characters against shade stress and their inheritance in tomatoes. The biparental population (parents, F1, backcross, and F2) of the tomato crosses, SSH3 × 4979, was grown under normal (N0) and shading stress (N50) conditions at the Center for Tropical Horticulture Studies-IPB University farm in Pasir Kuda, Bogor, West Java, Indonesia. The results showed that leaf greenness, fruit set, fruit number, and fruit weight per plant were selection characters associated with shade tolerance in tomatoes. The study found that there were dominant gene actions and duplicate epistasis on these characters under normal and shade stress conditions, except for fruit set under normal conditions. Leaf greenness, fruit set, fruit number, and fruit weight per plant were dominant under normal conditions but were partially dominant under shading stress. The additive variance was more important than the non-additive variance in the characters under normal conditions. In contrast, the non-additive variance was more important than the additive variance in shading stress. It is recommended to select these characters in the early generation under normal conditions and in the late generation under shading conditions.

Keywords: agroforestry, intercropping, superior variety, sustainable.

ABSTRAK

Informasi tentang karakter seleksi dan pewarisan sifatnya sangat penting bagi program pemuliaan tanaman. Penelitian ini bertujuan untuk memperoleh karakter seleksi dan informasi pewarisan sifatnya terhadap cekaman naungan pada tanaman tomat. Populasi persilangan Biparental SSH3 x 4979 (tetua, F1, backcross dan F2) ditanam pada kondisi tanpa naungan (N0) dan kondisi cekaman naungan paraset 50% (N50) di Kebun Percobaan Pusat Kajian Hortikultura Tropika – Institut Pertanian Bogor, Pasir Kuda, Bogor, Jawa Barat, Indonesia. Hasil penelitian memperlihatkan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter seleksi toleran naungan pada tanaman tomat. Terdapat aksi gen dominan dan epistasis duplikat pada karakter-karakter tersebut baik pada kondisi normal maupun kondisi cekaman naungan kecuali karakter *fruit set* pada kondisi tanpa naungan. Dominansi pada karakter-karakter tersebut bersifat over dominan pada kondisi tanpa naungan, namun dominan parsial pada kondisi cekaman naungan. Ragam aditif lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman pada kondisi normal namun sebaliknya dimana ragam non aditif lebih berperan dibandingkan ragam aditif pada karakter-karakter tersebut saat kondisi cekaman naungan. Seleksi pada generasi awal seperti generasi F2 dapat efektif dilakukan pada karakter-karakter tersebut pada kondisi tanpa naungan, namun seleksi pada kondisi cekaman naungan terhadap karakter-karakter tersebut lebih baik dilakukan pada generasi lanjut.

Kata kunci: agroforestri, berkelanjutan, tumpang sari, varietas unggul

PENDAHULUAN

Sistem budidaya tanaman di bawah tegakan pohon, tumpang sari atau tanaman sela pada tanaman kehutanan, perkebunan maupun pekarangan merupakan salah satu alternatif solusi dalam menjawab tantangan luas lahan optimum yang semakin berkurang (Suwanda dan Noor, 2014; Mulyani *et al.*, 2016) dan luas kepemilikan lahan pertanian oleh petani Indonesia yang masih kecil (Susilawati dan Maulana, 2012). Namun, intensitas cahaya rendah (cekaman naungan) pada sistem budidaya tersebut dapat menyebabkan terganggunya proses metabolisme tanaman, turunnya laju fotosintesis dan menurunnya produktivitas tanaman (Baharuddin *et al.*, 2014). Diperlukan varietas tanaman yang toleran intensitas cahaya rendah dengan daya hasil tinggi agar sistem budidaya tersebut optimal (Sulistiyowati *et al.*, 2016a). Tanaman tomat potensial digunakan pada sistem budidaya tersebut karena memiliki nilai ekonomi yang tinggi dan terdapat genotipe tomat yang toleran bahkan suka terhadap cekaman naungan (Baharudin *et al.*, 2014; Sulistiyowati *et al.*, 2016a). Hal ini menjadikan pengembangan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi menjadi penting untuk dilakukan.

Baharuddin *et al.* (2014) dan Sulistiyowati *et al.* (2016a) telah melaporkan lingkungan seleksi dan keragaman genetik toleransi naungan pada tanaman tomat. Li *et al.* (2013) dan Sulistiyowati *et al.* (2016b) telah melaporkan pengaruh intensitas cahaya rendah terhadap beberapa karakter agronomi dan fisiologis tomat. Namun, informasi tentang aksi gen terkait toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak diketahui. Informasi ini penting untuk diketahui agar dapat menentukan metode yang efektif dan efisien dalam merakit varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi.

Analisis Biparental merupakan salah satu metode yang dapat digunakan untuk melakukan studi pewarisan sifat dan analisis genetik. Analisis biparental telah digunakan untuk mempelajari pewarisan ketahanan penyakit Blas pada persilangan padi IR64 dengan *Oryza rufipogon* Griff. (Utami *et al.*, 2006), pewarisan sifat ketahanan kedelai terhadap *cowpea mild motle* virus (Barmawi, 2007), pewarisan sifat beberapa karakter kualitatif pada tiga kelompok cabai (Arif *et al.*, 2011), dan analisis genetik beberapa karakter kualitatif pada persilangan cabai besar dan cabai keriting (Arif *et al.*, 2012). Analisis rata-rata 6 populasi juga pernah digunakan oleh Kisman (2008) untuk mempelajari pewarisan adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan. Penelitian ini

bertujuan untuk memperoleh informasi aksi gen karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat.

BAHAN DAN METODE

Penelitian ini dilaksanakan di Kebun Percobaan PKHT-IPB Pasir Kuda, Ciomas, Bogor yang berada pada ketinggian 250 m dpl pada Juli sampai dengan Oktober 2016. Genotipe tomat SSH3 yang suka naungan (P1), genotipe 4974 yang peka naungan (P2) (Baharudin *et al.*, 2014; Sulistiyowati *et al.*, 2016a), generasi F1 hasil persilangan genotipe SSH3 dengan 4974 (F1 SSH3 x 4974), generasi F2 hasil selfing F1 SSH3 x 4979, generasi BCP1 hasil *backcross* F1 x P1, generasi BCP2 hasil *backcross* F1 x P2 digunakan pada penelitian ini. Penanaman dilakukan pada kondisi tanpa naungan (N0) dan kondisi dengan naungan paranet 50% (N50). Sebanyak 30 tanaman genotipe SSH3, 30 tanaman genotipe 4974, 30 tanaman F1 SSH3 x 4979, 100 tanaman BCP1, 100 tanaman BCP2 dan 220 tanaman F2 ditanam pada N0 maupun N50. Penanaman disetiap naungan dilakukan menggunakan rancangan augmented yang dimodifikasi. Genotipe tetua SSH3, tetua 4974 dan F1 SSH3 x 4974 ditanam pada setiap blok (lahan dibagi menjadi 3 blok), sedangkan populasi BCP1, BCP2 dan F2 ditanam menyebar pada 3 blok.

Benih tomat disemai pada tray plastik (72 lubang) sebelum ditanam di bedengan sebanyak 1 benih per lubang. Media semai yang digunakan merupakan campuran tanah halus, arang sekam dan pupuk kandang (1:1:1). Selama penyemaian, dilakukan penyiraman setiap hari dan pemupukan setiap satu minggu sekali menggunakan pupuk AB Mix dengan konsentrasi 1-2 mL L⁻¹. Penyemaian dilakukan di dalam rumah plastik selama 4 minggu.

Penanaman di lahan dilakukan pada bedengan dengan ukuran 5 m x 1.2 m. Sebanyak 10 ton ha⁻¹ pupuk kandang dan 2 ton ha⁻¹ kapur pertanian diberikan di bedengan pada 2 minggu sebelum pindah tanam. Mulsa plastik hitam perak digunakan pada penelitian ini untuk mengurangi gangguan gulma serta serangan hama dan penyakit. Penanaman dilakukan dengan jarak tanam 50 cm x 50 cm. Kegiatan pemeliharaan yang dilakukan selama penanaman terdiri atas pengikatan tanaman ke ajir, pewiwilan tunas air, pemupukan AB Mix (5-10 mL L⁻¹ sebanyak 250 mL per tanaman), penyemprotan insektisida berbahan aktif abemektin (1-5 mL L⁻¹), fungisida berbahan aktif mancozeb 80% dan bakterisida berbahan aktif streptomisin sulfat 20% (1-5 g L⁻¹). Pemupukan dan penyemprotan pestisida dilakukan 1 – 2 kali seminggu.

Terdapat 4 karakter yang diamati pada

penelitian ini yaitu tingkat kehijauan daun (unit), % *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman (g). Tingkat kehijauan daun diamati menggunakan SPAD meter dengan menggunakan daun ketiga dari pucuk saat tanaman mulai berbunga. Persentase *fruit set* diamati dengan membandingkan jumlah bunga yang menjadi buah dengan total bunga yang ada pada 4 tandan bunga/buah pertama. Jumlah dan bobot buah per tanaman diamati dengan menjumlahkan jumlah dan bobot buah dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.

Analisis data yang dilakukan pada penelitian ini yaitu uji *t-student*, potensi rasio, analisis komponen ragam, pendugaan nilai heritabilitas, dan analisis model genetik.

1. Uji *t-student* terhadap nilai tengah genotipe tomat SSH3 dengan genotipe 4974 baik pada N0 maupun N50 untuk mengetahui perbedaan nilai tengah karakter antara kedua genotipe.
2. Analisis korelasi *pearson* menggunakan data rata-rata dari setiap populasi (P1, P2, F1, F2, BCP1 dan BCP2). Data karakter pengamatan yang digunakan diubah dalam bentuk “karakter relatif” berdasarkan Baharudin *et al.* (2014). Berikut adalah rumus untuk menghitung karakter relatif:

$$K_R = (K_{50} - K_0) / K_0 \times 100\%, \text{ dimana:}$$

K_R = karakter relatif

K_{50} = nilai tengah pada naungan 50%

K_0 = nilai tengah pada tanpa naungan

Analisis korelasi *pearson* dilakukan untuk mengetahui berbagai karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Toleransi naungan pada penelitian ini didasarkan pada nilai bobot buah relatif atau produktivitas relatif. Analisis korelasi dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak Minitab 16.

3. Pendugaan Beberapa Parameter Genetik

- a. Pendugaan nilai derajat dominansi

Nilai derajat dominansi diduga dengan menghitung potensi rasio (hp). Perhitungan hp mengacu pada Peth and Frey (1966):

$$hp = \frac{\bar{X}_{F1} - \overline{MP}}{\overline{HP} - \overline{MP}}$$

Keterangan:

Hp = Potensi rasio

MP = Nilai rata-rata dua tetua

X_{F1} = Nilai rata-rata F1

HP = Nilai rata-rata tetua tertinggi

- b. Pendugaan komponen ragam

Komponen ragam yang dihitung terdiri atas ragam fenotipe (V_{F2}), ragam fenotipe *backcross* (V_{BCP}), ragam lingkungan (VE), ragam genotipe (VG), dan ragam aditif (VA).

- c. Pendugaan nilai heritabilitas

Pendugaan heritabilitas yang dihitung terdiri atas heritabilitas arti luas dan heritabilitas arti sempit. Perhitungan heritabilitas arti luas mengacu pada Allard (1960), sedangkan heritabilitas arti sempit mengacu pada Warner (1952):

$$h^2_{bs} = \frac{V_{F2} - (V_{F1} + V_{P1} + V_{P2}) / 3}{V_{F2}}$$

$$h^2_{ns} = \frac{2V_{F2} - (V_{BCP1} + V_{BCP2})}{V_{F2}}$$

Keterangan:

h^2_{bs} = heritabilitas dalam arti luas

V_{F1} = Ragam populasi F1

h^2_{ns} = Heritabilitas arti sempit

V_{F2} = Ragam populasi F2

V_{BCP1} = Ragam populasi BCP1

V_{P1} = Ragam populasi P1

V_{BCP2} = Ragam populasi BCP2

V_{P2} = Ragam populasi P2

- d. Pendugaan kelayakan model genetik

Pendugaan kelayakan model genetik dilakukan dengan melakukan uji skala. Uji skala mengacu pada Mather dan Jink (1982).

HASIL DAN PEMBAHASAN

Perbedaan Keragaan Genotipe Suka dan Peka Naungan

Hasil uji *t-student* memperlihatkan bahwa genotipe 4974 menghasilkan *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman yang nyata lebih tinggi serta dibandingkan genotipe SSH3 pada kondisi tanpa naungan. Sementara karakter kehijauan daun tidak berbeda nyata antara genotipe 4974 dengan SSH3 pada kondisi tanpa naungan. Genotipe SSH3 menghasilkan kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe tomat 4974 pada naungan paranet 50% (Tabel 1).

Hasil ini mengindikasikan adanya interaksi genetik x lingkungan (naungan) yang bersifat kuantitatif pada karakter kehijauan daun serta interaksi genetik x lingkungan (naungan) yang bersifat kualitatif pada *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman. Interaksi genetik x lingkungan bersifat kuantitatif menunjukkan tidak adanya perubahan posisi genotipe pada kondisi normal dan tercekam, sementara interaksi genetik x lingkungan bersifat kualitatif memperlihatkan adanya perubahan posisi genotipe antara kondisi normal dan kondisi tercekam. Beberapa penelitian telah melaporkan adanya interaksi genetik dan naungan pada karakter jumlah buah dan bobot buah per tanaman (Baharudin *et al.*, 2014; Sulistyowati *et al.*, 2016b), laju fotosintesis, serta kandungan internal CO_2 (Sulistyowati *et al.*, 2016a).

Tabel 1. Nilai tengah berbagai karakter dari 2 genotipe tomat pada kondisi tanpa naungan dan dengan naungan paranet 50%

Karakter	Tanpa naungan			Naungan paranet 50%		
	SSH3	4974	t-hitung	SSH3	4974	t-hitung
SPAD	52.43	48.4	2.09 tn	44.11	38.15	5.30 **
FS	68.82	86.67	-4.97 **	69.53	38.9	7.50 **
JBT	35.94	68.37	-13.04 **	43.5	25.6	10.00 **
BBT	996.76	1285.94	-3.35 *	1153.88	728.09	8.09 **

Keterangan: SPAD = kehijauan daun (unit), FS = *fruit set* (%), JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berbeda nyata berdasarkan uji *t-student* pada taraf 1%, * = berbeda nyata berdasarkan uji *t-student* pada taraf 5%, tn = tidak berbeda nyata berdasarkan uji *t-student* pada taraf 5%.

Hubungan antara Berbagai Karakter Relatif Tomat

Korelasi diantara karakter relatif dilakukan menggunakan nilai tengah karakter relatif antar

populasi 6 generasi, yaitu populasi P1, P2, F1, F2, BCP1 dan BCP2. Nilai tengah dan selang karakter relatif berbagai populasi untuk dianalisis korelasi disajikan pada Tabel 2 dan 3.

Tabel 2. Nilai tengah dan selang karakter kehijauan daun dan persentase *fruit set* beberapa populasi tomat pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan

Naungan	Populasi	SPAD			FS		
		X	Selang		X	Selang	
N0	P1	52.4	46.4	- 57.6	68.8	61.4	- 76.2
	P2	48.4	45.4	- 52.2	86.7	82.8	- 90.5
	F1	57.7	56.3	- 59.2	94.2	88.7	- 99.7
	BCP1	54.5	49.3	- 62.7	83.3	75.8	- 90.8
	BCP2	53.4	46.3	- 61.3	87.1	76.6	- 97.6
	F2	51.3	40.2	- 59.4	86.2	75.6	- 96.9
N50	P1	43.9	41.2	- 47.2	65.1	54.3	- 76.0
	P2	38.2	35.1	- 40.6	38.9	32.7	- 45.1
	F1	42.0	38.6	- 44.1	43.3	32.1	- 54.6
	BCP1	42.7	38.8	- 47.2	63.4	49.8	- 76.9
	BCP2	42.2	36.7	- 50.8	57.8	42.9	- 72.6
	F2	41.1	34.8	- 50.0	50.8	34.4	- 67.2

Keterangan: SPAD = kehijauan daun, FS = *fruit set* (%), X = nilai tengah, N0 = tanpa naungan, N50 = cekaman naungan paranet 50%. P1 = genotipe sSH3, P2 = genotipe 4979, F1 = persilangan SSH3 x 4979, BCP1 = F1 x SSH3, BCP 2 = F1 x 4979, F2 = selfing populasi F1

Tabel 3. Nilai tengah dan selang karakter jumlah buah dan bobot buah per tanaman beberapa populasi tomat pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan

Naungan	Populasi	JBT			BBT		
		X	Selang		X	Selang	
N0	P1	35.9	31.1	- 40.8	996.8	935.9	- 1057.6
	P2	68.4	65.3	- 71.4	1285.9	1120.4	- 1451.5
	F1	75.0	47.0	- 103.0	1816.7	1102.1	- 2531.2
	BCP1	72.4	39.5	- 105.4	1578.5	769.9	- 2387.2
	BCP2	66.6	46.0	- 87.2	1554.2	1007.3	- 2101.1
	F2	55.9	26.1	- 85.6	1202.5	422.6	- 1982.3
N50	P1	43.5	36.0	- 48.0	1153.88	974.3	- 1444.6
	P2	25.6	17.9	- 33.3	728.1	513.2	- 943.0
	F1	28.1	20.8	- 35.4	850.3	668.8	- 1031.9

Keterangan: JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman, X = nilai tengah, N0 = tanpa naungan, N50 = cekaman naungan paranet 50%. P1 = genotipe SSH3, P2 = genotipe 4979, F1 = persilangan SSH3 x 4979, BCP1 = F1 x SSH3, BCP 2 = F1 x 4979, F2 = selfing populasi F1.

Tabel 3. Nilai tengah dan selang karakter jumlah buah dan bobot buah per tanaman beberapa populasi tomat pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan (*Lanjutan*)

Naungan	Populasi	JBT			BBT		
		X	Selang		X	Selang	
N50	BCP1	48.4	32.4 - 64.5	1046.2	640.4 - 1452.0		
	BCP2	47.6	31.1 - 64.0	1250.1	794.7 - 1705.4		
	F2	37.1	18.8 - 55.4	861.1	397.4 - 1324.8		

Keterangan: JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman, X = nilai tengah, N0 = tanpa naungan, N50 = cekaman naungan paranet 50%. P1 = genotipe SSH3, P2 = genotipe 4979, F1 = persilangan SSH3 x 4979, BCP1 = F1 x SSH3, BCP 2 = F1 x 4979, F2 = selfing populasi F1.

Analisis korelasi menunjukkan bahwa kehijauan daun relatif, *fruit set* relatif dan jumlah buah per tanaman relatif memiliki hubungan yang kuat dan positif terhadap bobot buah per tanaman relatif (Tabel 4). Hal ini mengindikasikan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set* dan jumlah buah per tanaman merupakan karakter-karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Peningkatan pada karakter-karakter tersebut juga dapat menunjukkan peningkatan terhadap toleransi naungan pada tanaman tomat.

Kehijauan daun pada percobaan ini diukur dengan menggunakan SPAD meter dengan satuan unit. Kehijauan daun hasil SPAD diketahui memiliki korelasi yang sangat kuat dengan jumlah klorofil pada daun tanaman (Rodriguez dan Miller, 2000; Kapotis *et al.*, 2003). Hal ini mengindikasikan bahwa kehijauan daun yang lebih tinggi pada genotipe tomat toleran dibandingkan genotipe peka pada cekaman naungan juga menggambarkan adanya klorofil yang lebih tinggi pada genotipe tomat toleran naungan dibandingkan genotipe peka.

Klorofil sudah banyak dilaporkan sebagai salah satu karakter yang memiliki peranan penting dalam adaptasi tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Peningkatan jumlah klorofil a dan b lebih besar terjadi pada genotipe tanaman toleran dibandingkan genotipe peka naungan pada tanaman talas, padi, kedelai dan tomat (Sopandie *et al.*, 2003; Hattrup *et al.*, 2007; Kisman *et al.*, 2007; Sulistyowati *et al.*, 2016b). Peningkatan kandungan klorofil pada genotipe tanaman toleran naungan dapat meningkatkan kemampuan tanaman dalam menyerap energi

cahaya sehingga proses fotosintesis dalam berjalan lebih optimal.

Rasio klorofil a:b juga telah banyak dilaporkan sangat terkait adaptasi tanaman toleran terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Genotipe toleran naungan umumnya menghasilkan rasio klorofil a:b yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan karena peningkatan jumlah klorofil b yang lebih besar dibandingkan klorofil a (Sopandie *et al.*, 2003; Kisman *et al.*, 2007; Sulistyowati *et al.*, 2016b). Penurunan rasio klorofil a/b terjadi karena peningkatan kandungan klorofil b lebih besar dibandingkan klorofil a pada genotipe toleran naungan.

Peningkatan klorofil b mengindikasikan adanya peningkatan luas area pemanen cahaya (LHC II) sementara peningkatan klorofil a mengindikasikan adanya peningkatan pusat reaksi (Hidema *et al.*, 1992). Adanya peningkatan LHC II maupun pusat reaksi merupakan bentuk adaptasi tanaman toleran naungan terhadap cekaman naungan. Namun demikian, peningkatan LHC II dirasakan lebih memiliki peran yang lebih penting dibandingkan peningkatan pusat reaksi karena adanya keterbatasan cahaya pada cekaman naungan sehingga dibutuhkan cahaya yang lebih banyak dibandingkan pemrosesan cahaya itu sendiri. Kehijauan daun hasil SPAD klorofil meter belum dapat membedakan antara klorofil a dan b sehingga tidak dapat diketahui rasio klorofil a/b. Namun demikian, pengukuran kandungan klorofil daun untuk seleksi segregan genotipe toleran naungan dengan SPAD klorofil meter dirasakan lebih efektif karena dapat dilaksanakan lebih cepat, mudah, murah dan tidak destruktif.

Tabel 4. Korelasi antar berbagai karakter relatif tomat

Karakter	BBT	JBT	FS	SPAD
BBT	1.00**			
JBT	0.98**	1.00**		
FS	0.91**	0.96**	1.00**	
SPAD	0.87**	0.84**	0.67**	1.00**

Keterangan: SPAD = kehijauan daun, FS = *fruit set*, JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berkorelasi nyata pada taraf 1%.

Pengaruh cekaman naungan terhadap *fruit set* pada tanaman tomat belum diketahui, namun telah dilaporkan adanya pengaruh cekaman naungan pada *fruit set* tanaman cabai. Cekaman naungan > 40% dilaporkan dapat menurunkan *fruit set* tanaman cabai (Jaimez dan Rada, 2006). Ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula di daun lebih rendah dibandingkan ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula pada bunga (ovarium). Adanya cekaman naungan menyebabkan kompetisi antara akumulasi gula di daun dan bunga sehingga menyebabkan bunga cabai yang rontok. Selisih ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula di daun dan bunga diduga lebih rendah pada genotipe cabai toleran naungan dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan, sehingga kerontokan bunga menjadi lebih rendah pada genotipe cabai toleran dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan (Aloni *et al.*, 1996). *Fruit set* umumnya memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif dengan jumlah buah

per tanaman. Jumlah buah per tanaman umumnya juga memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif terhadap bobot buah per tanaman pada tanaman tomat (Izge *et al.*, 2012; Tasisa *et al.*, 2012; Monamodi *et al.*, 2013; Meena dan Bahadur, 2014; Wahyuni *et al.*, 2014; Saputra *et al.*, 2015).

Berbagai Parameter Genetik Karakter Terkait Toleransi Naungan

Karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman memiliki nilai potensi rasio > 1 pada kondisi tanpa naungan mengindikasikan bahwa terdapat aksi gen over dominan pada karakter-karakter tersebut pada kondisi tanpa naungan. Karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman memiliki nilai potensi rasio -1 < hp < 0 atau 0 < hp < 1 mengindikasikan adanya aksi gen dominan parsial pada karakter-karakter tersebut saat dinaungi paranet 50% (Tabel 5).

Tabel 5. Berbagai parameter genetik karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah per tanaman dan bobot buah per tanaman pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan

Parameter genetik	Tanpa naungan				Naungan paranet 50%			
	SPAD	FS	JBT	BBT	SPAD	FS	JBT	BBT
hp	3.61	1.85	1.41	4.67	0.36	-0.49	-0.08	0.34
D	-10.66	61.13	461.79	263185.27	-4.22	125.30	105.02	47616.88
H	31.72	198.31	1527.50	1183975.18	30.26	652.66	831.38	533080.55
E	13.49	33.39	272.51	180559.50	5.30	38.54	56.58	52725.60
Hbs	16.15	70.59	69.22	70.31	50.73	85.42	82.15	74.87
Hns	-66.27	53.84	52.16	43.28	-39.29	47.40	33.14	22.70
Rasio Hns/Hbs	-4.10	0.76	0.75	0.62	-0.77	0.55	0.40	0.30

Keterangan: SPAD = kehijauan daun, FS = *fruit set* (%), JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman, hp = potensi rasio, D = ragam aditif, H = ragam dominan, E = ragam lingkungan, Hbs = heritabilitas arti luas, Hns = heritabilitas arti sempit, nilai negatif (-) pada Hns dan rasio Hns/Hbs dianggap 0.

Nilai heritabilitas arti luas yang tinggi (Hbs > 50%) dihasilkan oleh semua karakter baik pada kondisi tanpa naungan maupun cekaman naungan kecuali karakter kehijauan daun pada kondisi tanpa naungan (Tabel 5). Hal ini dapat terjadi karena tidak terdapat perbedaan kehijauan daun yang nyata antara genotipe tetua yang digunakan pada kondisi tanpa naungan (Tabel 1). Nilai Hbs pada cekaman naungan (50.73% – 85.42%) lebih tinggi dibandingkan nilai Hbs pada kondisi tanpa naungan (16.15% – 70.59%). Hal ini dapat terjadi diduga karena adanya ekspresi gen-gen yang dipengaruhi oleh cekaman naungan sehingga nilai ragam genetik menjadi penjumlahan antara ragam genetik dan ragam interaksi genetik x lingkungan.

Nilai heritabilitas arti luas yang tinggi pada suatu karakter mengindikasikan bahwa keragaman pada karakter tersebut lebih banyak dipengaruhi

oleh ragam genetik dibandingkan ragam lingkungan. Kegiatan seleksi akan efektif jika terdapat keragaman genetik. Hal ini mengindikasikan bahwa kegiatan seleksi pada karakter kehijauan daun (kondisi cekaman naungan), *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman (kondisi tanpa dan cekaman naungan) dapat efektif dilakukan.

Kegiatan seleksi dapat dilakukan pada generasi awal atau generasi lanjut. Seleksi juga dapat dilakukan menggunakan metode bulk, SSD (*single seed descent*), pedigree, atau modifikasinya. Penentuan metode seleksi salah satunya dipengaruhi dari nilai ragam aditifnya. Nilai ragam aditif yang lebih tinggi dibandingkan ragam non aditifnya mengindikasikan bahwa seleksi dapat dilakukan pada generasi awal menggunakan seleksi pedigree, sedangkan nilai

ragam aditif yang lebih rendah dibandingkan ragam non aditifnya mengindikasikan bahwa seleksi sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut dengan menggunakan metode bulk atau SSD.

Nilai heritabilitas arti sempit (Hns) dan rasio (Hns/Hbs) dapat menggambarkan proporsi nilai ragam aditif dan ragam non aditif dari suatu karakter. Rasio Hns/Hbs > 0.5 menunjukkan ragam aditif berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter tersebut sedangkan nilai rasio Hns/Hbs < 0.5 menunjukkan bahwa ragam non aditif yang lebih berperan dibandingkan ragam aditifnya (Tabel 5).

Ragam aditif yang lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman saat kondisi tanpa naungan. Ragam aditif merupakan ragam yang dapat diwariskan sehingga seleksi pada karakter-karakter yang lebih banyak dipengaruhi oleh ragam aditif dapat dilakukan pada generasi awal seperti generasi F2. Hal ini mengindikasikan bahwa kegiatan seleksi pada karakter *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman tomat pada kondisi tanpa naungan dapat dilakukan pada generasi awal dengan menggunakan metode pedigree (Tabel 5). Ragam aditif juga lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter *fruit set* saat cekaman naungan, hal ini mengindikasikan bahwa seleksi karakter *fruit set* dapat dilakukan pada generasi awal dengan menggunakan seleksi pedigree.

Ragam non aditif lebih berperan dibandingkan ragam aditifnya pada karakter kehijauan daun, jumlah dan bobot buah per tanaman tomat saat cekaman naungan. Ragam non aditif merupakan gabungan antara ragam dominan dan ragam epistasis. Lebih besarnya ragam non aditif menyebabkan ragam aditif menjadi lebih kecil. Ragam aditif yang rendah menjadikan seleksi menjadi tidak efektif sehingga perlu dilakukan peningkatan ragam aditif dari suatu karakter. Penundaan seleksi pada generasi awal dapat meningkatkan ragam aditif dari suatu karakter karena ragam aditif merupakan ragam yang diwariskan sedangkan ragam non aditif merupakan ragam yang tidak dapat diwariskan seutuhnya. Ragam aditif akan meningkat seiring meningkatnya generasi sehingga seleksi pada karakter-karakter yang lebih dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut disaat ragam aditif sudah meningkat (Farshadfar *et al.*, 2013, Al-Naggar *et al.*, 2017, Ali *et al.*, 2018, Tasisa *et al.*, 2018). Hal ini mengindikasikan bahwa seleksi karakter kehijauan daun, jumlah dan bobot buah per tanaman saat cekaman naungan sebaiknya ditunda sampai generasi lanjut agar gen-gen pengendalinya telah

terfiksasi. Seleksi bulk atau SSD dapat dilakukan saat generasi awal pada karakter-karakter tersebut untuk mencegahnya hilangnya genotipe-genotipe yang unggul digenerasi awal.

Peran ragam non aditif yang lebih besar pada kondisi cekaman naungan dibandingkan pada kondisi tanpa naungan diduga terjadi karena adanya pengaruh epistasis yang lebih besar pada saat cekaman naungan (Mawasid *et al.*, 2019). Adanya cekaman naungan menyebabkan gen-gen adaptasi cekaman naungan terekspresi sehingga pengaruh epistasis menjadi lebih besar. Menurut Ratnadewi dan Frank (2005), terekspresinya *inducible gene* terkait toleransi cekaman tertentu merupakan suatu mekanisme adaptasi tanaman terhadap suatu cekaman tertentu. Ragam akibat epistasis belum dapat dijelaskan lebih detail oleh nilai heritabilitas arti sempit namun merupakan bagian dari ragam non aditif sehingga menjadikan ragam non aditif pada kondisi cekaman lingkungan menjadi lebih tinggi dibandingkan pada kondisi tanpa naungan.

Aksi Gen dan Model Genetik Karakter Terkait Toleransi Naungan

Pengetahuan tentang model genetik suatu karakter dapat membantu penentuan metode suatu program pemuliaan tanaman. Sebagian besar model genetik pada dasarnya adalah aditif – dominan atau model aditif. Epistasis atau interaksi antar lokus sering kali diabaikan agar dihasilkan interpretasi yang lebih sederhana terhadap suatu keragaman genetik. Namun, telah dilaporkan adanya epistasis pada beberapa karakter banyak tanaman (Arif *et al.*, 2012, Arif *et al.*, 2014, Said *et al.*, 2014, Khan *et al.*, 2016, Moharramnejad *et al.*, 2018, Mawasid *et al.*, 2019). Analisis rata-rata generasi merupakan salah satu metode analisis yang sederhana namun sangat bermanfaat dalam menduga aksi gen dan epistasis.

Uji skala pada analisis rata-rata generasi memperlihatkan bahwa seluruh karakter yang diamati baik pada kondisi tanpa naungan maupun pada cekaman naungan memiliki minimal satu skala yang nyata (A, B atau C) kecuali karakter *fruit set* pada kondisi tanpa naungan (Tabel 6 dan 7). Hal ini mengindikasikan adanya interaksi antar lokus (epistasis) pada karakter-karakter tersebut kecuali *fruit set* pada kondisi tanpa naungan yang dikendalikan oleh model genetik aditif-dominan. Karakter-karakter terkait toleransi suatu cekaman umumnya lebih besar dipengaruhi oleh ragam epistasis seperti yang telah dilaporkan oleh Hinkossa *et al.* (2013) pada tanaman kacang panjang, Said (2014) pada tanaman gandum, dan Amjid *et al.* (2016) pada tanaman kapas terhadap cekaman kekeringan. Hal ini karena terekspresi

gen-gen yang terkait cekaman tersebut. Semakin banyak jumlah gen yang terlibat pada suatu fenotipe menjadikan ragam epistasis menjadi lebih besar pada fenotipe tersebut. Kisman *et al.* (2008) melaporkan bahwa terdapat epistasis pada adaptasi kedelai (kandungan klorofil) terhadap cekaman intensitas cahaya rendah.

Epistasis menunjukkan adanya interaksi antar lokus. Terdapat 3 tipe epistasis yang sering ditemui pada tanaman, yaitu komplementasi, modifikasi dan duplikasi. Epistasis komplementasi memperlihatkan bahwa fungsi suatu gen dari suatu lokus dibutuhkan oleh gen lainnya pada lokus yang berbeda untuk menghasilkan suatu fenotipe. Ketiadaan fungsi dari salah satu gen menyebabkan fenotipe tidak terekspresi. Epistasi modifikasi menunjukkan bahwa fungsi suatu gen dari suatu lokus dapat menekan atau merubah ekspresi atau fungsi gen pada lokus lainnya. Epistasis duplikasi

menunjukkan adanya ekspresi atau produk yang sama antar gen pada lokus yang berbeda. Adanya epistasis menyebabkan tertutupinya atau tersamarkannya ekspresi suatu gen (Twentanata *et al.*, 2018).

Ragam epistasis dan ragam dominan tidak diwariskan pada turunannya, sementara ragam aditif merupakan ragam yang diwariskan kepada turunannya (Utami *et al.*, 2006, Hakim *et al.*, 2019). Hal ini menyebabkan keragaman genetik pada generasi lanjut umumnya lebih dipengaruhi oleh ragam aditif dibandingkan ragam non aditif (dominan atau epistasis). Berdasarkan hal tersebut maka seleksi pada karakter-karakter yang lebih banyak dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut menunggu sampai pengaruh ragam non aditif berkurang sehingga fenotipe suatu segregan dapat menunjukkan lebih jelas genotipnya.

Tabel 6. Uji skala dan aksi gen karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah per tanaman dan bobot buah per tanaman pada kondisi tanpa naungan

Parameter Genetik		SPAD		FS		JBT		BBT
Uji Skala	A	-1.21		3.50		33.95	*	343.66
	B	0.66		-6.71		-10.19		5.82
	C	-11.12	**	0.96		-30.86	*	-1106.09 **
Aksi Gen	m	51.28	**	86.23	**	55.86	**	1202.48 **
	d	1.08		-3.81		5.85		24.32
	h	17.86	**	12.32	*	77.48	**	2130.88 **
	i	10.57	**	-4.17		54.63	**	1455.57 **
	j	-0.94		5.11	*	22.07	**	168.92
	l	-10.02	**	7.38		-78.39	**	-1805.05 **

Keterangan: SPAD = kehijauan daun, FS = *fruit set*, JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berbeda nyata pada taraf 1%, * = berbeda nyata pada taraf 5%, m = nilai tengah, d = pengaruh aditif, h = pengaruh dominan, i = pengaruh interaksi aditif x aditif, j = pengaruh interaksi aditif x dominan, l = pengaruh interaksi dominan x dominan.

Tabel 7. Uji skala dan aksi gen karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah per tanaman dan bobot buah per tanaman pada kondisi cekaman naungan

Parameter Genetik		SPAD		FS		JBT		BBT
Uji Skala	A	-1.07		10.47	*	19.50	**	129.73
	B	3.75	**	29.86	**	35.69	**	786.06 **
	C	-1.25		5.76		17.97	*	-240.78
Aksi gen	m	41.45	**	51.92	**	38.68	**	884.44 **
	d	0.57		5.62		0.85		-152.94
	h	5.20	**	27.09	**	36.51	**	1239.22 **
	i	3.94	**	34.56	**	37.22	**	1156.57 **
	j	-2.41	**	-9.69	**	-8.10	*	-328.16 **
	l	-6.62	**	-74.88	**	-92.41	**	-2072.36 **

Keterangan: SPAD = kehijauan daun, FS = *fruit set*, JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berbeda nyata pada taraf 1%, * = berbeda nyata pada taraf 5%, m = nilai tengah, d = pengaruh aditif, h = pengaruh dominan, i = pengaruh interaksi aditif x aditif, j = pengaruh interaksi aditif x dominan, l = pengaruh interaksi dominan x dominan

Hasil analisis rata-rata generasi menunjukkan bahwa nilai m nyata pada semua karakter baik pada kondisi normal maupun pada cekaman naungan. Hal ini mengindikasikan bahwa pewarisan sifat pada karakter-karakter tersebut mengikuti pewarisan sifat karakter kuantitatif. Karakter kuantitatif merupakan karakter yang dikendalikan oleh gen minor sehingga lebih mudah dipengaruhi oleh lingkungan. Hal ini menyebabkan diperlukan banyak gen untuk mengendalikan karakter-karakter ini. Hal ini menjadikan pewarisan sifat karakter kuantitatif lebih kompleks dibandingkan pewarisan karakter kualitatif. Banyak penelitian telah melaporkan bahwa karakter hasil merupakan karakter-karakter yang dikendalikan oleh banyak gen baik pada tanaman tomat (Devi *et al.*, 2005, Hinkosa *et al.*, 2013,) maupun tanaman pertanian lainnya (Khattab *et al.*, 2010, Khan *et al.*, 2016, Yudilastari *et al.*, 2018). Dai *et al.* (2016) melaporkan bahwa klorofil pada daun *Brassica napus* L dikendalikan oleh banyak gen, sedangkan Hanson *et al.* (2002) melaporkan bahwa karakter *fruit set* pada tomat juga dikendalikan oleh banyak gen.

Hasil analisis rata-rata generasi juga memperlihatkan bahwa nilai h nyata dan lebih besar dibandingkan d pada semua karakter yang diamati. Hal ini mengindikasikan bahwa aksi gen dominan lebih berperan karakter-karakter tersebut. Nilai h yang nyata positif dan l yang nyata negatif pada semua karakter yang diamati kecuali *fruit set* pada kondisi tanpa naungan mengindikasikan adanya interaksi epistasis duplikasi pada karakter-karakter tersebut (Tabel 6 dan 7).

Epistasis duplikasi menunjukkan adanya ekspresi atau produk yang sama antar gen pada lokus yang berbeda. Adanya epistasis menyebabkan tertutupnya atau tersamarkannya ekspresi suatu gen sehingga nilai akibat lokus heterozigot bisa sama atau lebih tinggi dibandingkan lokus homozigot dominannya (Twentanata *et al.*, 2018). Hal ini menyebabkan genotipe suatu karakter menjadi lebih sulit diprediksi khususnya pada populasi bersegregasi yang heterogen dan heterozigot. Hal ini karena masih tingginya ragam oleh adanya epistasis. Ragam epistasis tidak diwariskan pada generasi turunannya karena ragam yang diwariskan merupakan ragam aditif (Utami *et al.*, 2006, Hakim *et al.*, 2019). Hal ini menjadikan ragam akibat epistasis akan lebih kecil pada generasi lanjut dan ragam aditif akan semakin meningkat. Berdasarkan hal tersebut maka seleksi pada karakter-karakter yang dipengaruhi lebih besar oleh interaksi epistasis sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut (Amjid *et al.*, 2016, Sihaloho *et al.*, 2015, Somraj *et al.*, 2018).

KESIMPULAN

Karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter-karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Hal ini mengindikasikan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman baik digunakan sebagai karakter seleksi tomat yang toleran naungan. Karakter-karakter tersebut dikendalikan oleh aksi gen dominan dengan epistasis duplikasi baik pada kondisi tanpa naungan maupun cekaman naungan, kecuali karakter *fruit set* pada kondisi tanpa naungan. Dominansi karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman pada kondisi tanpa naungan bersifat over dominan, sedangkan pada cekaman naungan bersifat dominan parsial. Ragam aditif lebih berperan pada karakter-karakter yang diamati pada kondisi tanpa naungan, sedangkan ragam non aditif lebih berperan pada kondisi cekaman naungan. Hal ini menyebabkan seleksi pada cekaman naungan lebih baik dilakukan pada generasi lanjut dengan melakukan bulk atau SSD pada awal generasi.

DAFTAR PUSTAKA

- Ali, I.H., F.S. Sulaiman. 2018. Genetic studies of drought tolerance indices of F2 generations population in bread wheat (*Triticum aestivum*). Al-Muthanna. J. For. Agric. Sci. 6(4):1-11.
- Al-Naggar, A.M.M., R. Shabana, M.M.A. El-Aleem, El-Rashidy. 2017. Genetics of low-N tolerance adaptive traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under contrasting nitrogen environments. Scientia Agriculture. 17(3):82-97.
- Aloni, B., L. Karni, Z. Zaidman, A.A Schaffer. 1996. Changes of carbohydrates in pepper (*Capsicum annuum* L.) flowers in relation to their abscission under different shading regimes. Annals of Botany. 78:163-168. <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0109>
- Amjid, M.W., T.A. Malik, M.K.N. Shah, M.A. Saleem, Y. Sajjad, R. Mermood. 2016. Inheritance pattern of physio-morphological traits of cotton under drought stress. Science Letters 4(1):51-59.
- Arif, A.B., L. Oktaviana, S. Sujiprihati, M. Syukur. 2014. Pendugaan parameter genetik karakter umur panen dan bobot per buah pada persilangan cabai besar dan cabai rawit (*Capsicum annuum* L.). Bul. Plasma Nutfah 20(1):11-18.

- Arif, A.B., S. Sujiprihati, M. Syukur. 2011. Pewarisan sifat beberapa karakter kualitatif pada tiga kelompok cabai. *Bul. Plasma Nutfah*. 17(2):74-79. <https://doi.org/10.21082/blpn.v20n1.2014.p11-18>
- Arif, A.B., S. Sujiprihati, M. Syukur. 2012. Pendugaan parameter genetik pada beberapa persilangan antara cabai besar dengan cabai keriting (*Capsicum annum* L.). *J. Agron. Indonesia*. 40(2):119-124. <https://doi.org/10.21082/blpn.v17n2.2011.p73-79>
- Baharuddin, R., M.A. Chozin, M. Syukur M. 2014. Toleransi 20 genotipe tanaman tomat terhadap naungan. *J. Agron. Indonesia*. 42(2):132-137.
- Barmawi, M. 2007. Pola segregasi dan heritabilitas sifat ketahanan kedelai terhadap *cowpea mild mottle virus* populasi Wilis x MLG2521. *J. HPT Tropika*. 7(1):48-52. <https://doi.org/10.23960/j.hptt.1748-52>
- Devi, E.S., N.B. Singh, A.B. Devi, N.G. Singh, J.M. Laishram. 2005. Gene action for fruit yield and its components in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). *Indian J. Genet*. 65(3):221-222.
- Farshadfar, E., F. Rafiee, H. Hasheminasab. 2013. Evaluation of genetic parameters of agronomic and morpho-physiological indicators of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using diallel mating design. *AJCS*. 7(2):268-275.
- Hakim, A., M. Syukur, Y. Wahyu. 2019. Pendugaan komponen ragam dan nilai heritabilitas pada dua populasi cabai rawit merah (*Capsicum annum* L.). *J. Hort. Indonesia*. 10(1):36-45. <https://doi.org/10.29244/jhi.10.1.36-45>
- Hanson, P.M., J. Chen, G. Kuo. 2002. Gene action and heritability of high-temperature *fruit set* in tomato line CL5915. *Hort Science*. 37(1):172-175. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.37.1.172>
- Hatrup, E., K.A. Neilson, L. Brecki, P.A. Haynes. 2007. Proteomic analysis of shade-avoidance response in tomato leaves. *J. Agric. Food Chem*. 55:8310-8318. <https://doi.org/10.1021/jf0713049>
- Hidema, J., A. Makino, Y. Kurita, T. Mae, K. Ohjima. 1992. Changes in the level of chlorophyll and light-harvesting chlorophyll a/b protein of PSII in rice leaves agent under different irradiances from full expansion through senescence. *Plant Cell Physiol*. 33(8):1209-1214.
- Hinkossa, A., S. Gabeyehu, H. Zeleke. 2013. Generation mean analysis and heritability of drought in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Afr. J. Agric. Res*. 8(15):1319-1329. <https://doi.org/10.5897/AJAR12.2193>
- Izge, A.U., Y.M. Garba, I.A. Sodangi. 2012. Correlation ant path coefficient analysis of tomato (*Lycopersicon esculentum*) under fruit worm (*Heliothis Zea Buddie*) infestation in a line x tester. *JEIADC*. 4(1):24:30.
- Jaimez, R.E., F. Rada. 2006. Flowering and fruit production dynamics of sweet pepper (*Capsicum chinense* Jacq) under different shade conditions in humid tropical region. *J. Suustain. Agric*. 27(4):97-108. https://doi.org/10.1300/J064v27n04_07
- Khan, M.G., S. Din, Khattak. 2016. Detection of epistasis, estimation of additive and dominance components of genetik variation for some morphological characters in mungbean (*Vigna radiata* (L.) WILCZEK). *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci*. 16(6):1066-1070.
- Khattab, S.A.M., R.M. Esmail, A. El-Rahman, M.F. AL-Ansary. 2010. Genetical analysis of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *New York Science Journal*. 3(11):152-157.
- Kisman, N. Khumaida, Trikoesoemaningtyas, Sobir, D. Sopandie. 2007. Karakter morfo-fisiologi daun, penciri adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah. *Bul. Agron*. 35(2):96-102.
- Li, X., S.D. Zhu, Y.X. Liu, S.Y. Xue, W.W. Li. 2013. Multivariate statistical analysis of loe-light tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) cultivars and their ultrastructural observations. *J. Plant Growth Regul*. 32:646-653.
- Mawasid, F.P., M. Syukur, Trikoesoemaningtyas. 2019. Epistatic gene control on the yield of tomato at medium elevation in tropical agroecosystem. *Biodiversitas*. 20(7):1880-1886. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d200713>
- Meena, O.P., V. Bahadur. 2014. Assessment of correlation ant path coefficient analysis for yield and yield contributing traits among tomato (*Solanum lycopersicum* L.) germplasm. *Agric. Sci. Digest*. 34(4):245-250. <https://doi.org/10.5958/0976-0547.2014.01013.1>
- Moharramnejad, S., M. Valizadeh, J. Emaratpardaz. 2018. Generation mean analysis in maize (*Zea mays* L) under drought stress. *Fresenius Environmental Bulletin*. 27(4):2518-2522.

- Monamadi, E.L., D.M. Lungu, G.L. Fite. 2013. Analysis of fruit yield and its component in determinate tomato (*Lycopersicon lycopersici*) using correlation and path coefficient. *Bots. J. Agric. Appl. Sci.* 9(1):24-40.
- Mulyani, A., D. Kuncoro, D. Nursyamsi, F. Agus. 2016. Analisis konversi lahan sawah: Penggunaan data spasial resolusi tinggi memperlihatkan laju konversi yang mengawatirkan. *J. Tanah dan Iklim.* 40(2):121-133.
- Ratnadewi, D., W. Frank. 2005. Ekspresi gen GFDD4-1 pada *Physcomitrella patens* dan gen homolog pada *Arabidopsis thaliana* dalam respon terhadap cekaman abiotik. *Hayati* 12(4):127-130. [https://doi.org/10.1016/S1978-3019\(16\)30339-4](https://doi.org/10.1016/S1978-3019(16)30339-4)
- Said. 2014. Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. *Annals of Agricultural Science.* 59(2):177-184. <https://doi.org/10.1016/j.aos.2014.11.003>
- Saputra, H.E., M. Syukur, S.I. Aisyah. 2015. Keragaman genetik, heritabilitas dan korlasi antar karakter tanaman tomat di dataran rendah. *Akta Agrosia* 18(2):72-80. <https://doi.org/10.31186/aa.18.2.72-80>
- Sihaloho, A.N., Trikoesoemaningtyas, D. Sopandie, D. Wirnas. 2015. Identifikasi aksi gen epistasis pada toleransi kedelai terhadap cekaman aluminium. *J. Agron. Indonesia* 43(1):30-35.
- Somraj, B., R.V.S.K. Reddy, K.R. Reddy, P. Saidaiah, M.T. Reddy. 2018. Generation mean analysis of yield components and yield in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under high temperature conditions. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry.* 7(6):1704-1708.
- Sopandie, D., M.A. Chozin, S. Sastrosumarjo, T. Juhaeti, Sahardi. 2003. Toleransi terhadap naungan pada padi gogo. *Hayati* 10:71-75.
- Sulistiyowati, D., M.A. Chozin, M. Syukur, M. Melati, D. Guntoro. 2016a. Selection of shade-tolerant tomato genotypes. *Journal of Applied Horticulture* 18(2):154-159. <https://doi.org/10.37855/jah.2016.v18i02.27>
- Sulistiyowati, D., M.A. Chozin, M. Syukur, M. Melati, D. Guntoro. 2016b. Karakter fotosintesis genotipe tomat senang naungan pada intensitas cahaya rendah. *J. Hort.* 26(2):181-188. <https://doi.org/10.21082/jhort.v26n2.2016.p181-188>
- Suwanda, M.H., M. Noor. 2014. Kebijakan pemanfaatan lahan rawa pasang surut untuk mendukung kedaulatan pangan nasional. *Jurnal Sumberdaya Lahan.* 8:31-40.
- Tasisa, J., W. Mohamad, H. Hussein, K. Kumar. 2018. Genetic control of inheritance of fruit quality attributes in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Agric. Res.* 7(2):120-128. <https://doi.org/10.1007/s40003-018-0314-x>
- Twientanata, P., N. Kendarini, A. Soegianto. 2016. Uji daya hasil pendahuluan 13 galur buncis (*Phaseolus vulgaris* L.) F4 berdaya hasil tinggi dan berpolong ungu. *J. Produksi Tanaman.* 4(3):186-191.
- Utami, D.W., H. Aswidinnoor, S. Moeljopawiro, I. Hanarida, Reflinur. 2006. Pewarisan ketahanan penyakit blas (*Pyricularia grisea* Sacc.) pada persilangan padi IR64 dengan *Oryza rufipogon* Griff. *Hayati.* 13(3):107-112. [https://doi.org/10.1016/S1978-3019\(16\)30302-3](https://doi.org/10.1016/S1978-3019(16)30302-3)
- Wahyuni, S., R. Yuniarti, M. Syukur, J.R. Witono, S.I. Aisyah. 2014. Ketahanan 25 genotipe tomat (*Solanum lycopersicum* Mill.) terhadap pecah buah dan korelasinya dengan karakter-karakter lain. *J. Agron. Indonesia* 42(3):195-202.
- Yudilastari, T., M. Syukur, Sobir. 2018. Pewarisan karakter hasil dan komponen hasil pada dua populasi persilangan cabai rawit hijau (*Capsicum annuum* L.). *J. Agron. Indonesia* 46(3):283-289. <https://doi.org/10.24831/jai.v46i3.21534>